Rev. Écol. Biol. Sol, 1989, **26** (2) : 133-154.

L'effet d'une coupe à blanc sur la minéralisation de l'azote d'un sol rouge méditerranéen

PAR

A. MERZOUKI *, P. LOSSAINT †, M. RAPP ** et G. BILLES **

* *Département de Biologie, Faculté des Sciences, B.P.* 300, *Tétouan, Maroc*
** *C.E.P.E., C.N.R.S., route de Mende, B.P.* 5051, 34033 *Montpellier, France*

Synopsis: Nitrogen mineralization increased in a clearcut, compared to a control *Quercus ilex* coppice. Near 40% more mineral nitrogen was produced and nitrification increased three time.

Keywords: Clearcut, *Quercus ilex* L., nitrogen mineralization, nitrification.

INTRODUCTION

A une période où l'on s'attachait à étudier le fonctionnement des écosystèmes naturels a succédé une période où l'intérêt s'est porté davantage sur les effets et les incidences de différentes perturbations. On peut citer, par exemple, l'effet sur les processus fonctionnels des feux naturels ou provoqués, du pâturage sous forêt, du déboisement.

Concernant ce dernier aspect, aucune recherche n'a été consacrée à la répercussion du déboisement sur la biologie des sols méditerranéens. Les travaux réalisés dans cette région ont eu pour but principal de caractériser l'activité biologique de ces sols en condition naturelle (FOGUELMAN, 1966; CALLEJA, 1969; BILLES *et al.*, 1971 *a*, *b*, 1975; CORTEZ *et al.*, 1972, 1975; SCHAEFER, 1973). Des travaux plus nombreux ont été réalisés dans les écosystèmes tempérés et tropicaux. Nous citerons parmi les plus

† Décédé le 07-08-1987.
Reçu le 02-05-1989.
Accepté le 20-06-1989.

récents ceux de BORMANN & LIKENS (1979), BAATH (1980), MATSON & VITOUSEK (1981), VITOUSEK (1981, 1983 *a/b*), ROBERTSON (1982, 1984), ADAMS & BOYLE (1982), BINKLEY (1984), KLIMO (1984). Ils font tous ressortir comme conséquence de ces perturbations et principalement du déboisement, des changements dans le microclimat et une activation des processus de décomposition et de minéralisation. Ceci entraîne une réduction du stock organique et une plus grande disponibilité de nutriments dans la solution du sol. Ces modifications au niveau du sol se répercutent dans un deuxième temps sur la composition floristique du tapis végétal et sur la productivité primaire. Les phytosociologues ont, maintes fois, constaté l'apparition dans les zones de chablis et dans les secteurs déboisés, d'une végétation parfois très envahissante, à base de plantes nitrophiles, de rudérales et d'héliophiles, qui serait liée à un accroissement de la minéralisation de la matière organique et à une nitrification intense. Dans ces sites, cet envahissement a pour conséquence de freiner considérablement la régénération naturelle ou artificielle, d'où l'intérêt porté à ce phénomène par les forestiers.

Un tel processus de déboisement se produit fréquemment dans le cas des taillis méditerranéens de Chêne vert et de Chêne pubescent, qui sont exploités régulièrement par coupe à blanc, toutes les 15 à 25 années. Suite à une telle coupe d'un taillis à *Quercus ilex* L., nous avons comparé la production d'azote minéral du sol, dans une placette témoin âgée de 42 ans et dans une zone coupée en utilisant une technique par incubation sur le terrain, qui a permis de quantifier la production d'azote minéral. Parallèlement des expérimentations ont été réalisées au laboratoire, sous conditions optimales pour estimer les potentialités minéralisatrices du sol de ces deux sites.

I. LE SITE D'ÉTUDE

A) Principales caractéristiques du milieu étudié

Le taillis de Chêne vert étudié, très représentatif de ces formations typiques de la région méditerranéenne française, était situé à 25 km au nord-ouest de Montpellier à une altitude de 300 m (latitude E 34°44', longitude N 3°35').

L'historique de ce peuplement (PIRON, 1983) a montré que c'est un taillis très ancien dans lequel l'homme était intervenu depuis à peu près un millier d'années par des exploitations successives et intensives. Ce taillis âgé d'une quarantaine d'années n'avait fait l'objet d'aucune « exploitation » depuis la dernière guerre. Ses caractéristiques dendrométriques ont été publiées par FLORET *et al.* (1989).

Le sol est de type rouge méditerranéen. C'est un sol fersiallitique à réserve calcique sur roche-mère calcaire dure. Il a une profondeur variable et se trouve le plus souvent sous forme de poches occupant les fissures du Karst. Ce sol est caractérisé par des teneurs élevées en argile et en limon fin, la fraction argileuse étant plus importante dans les horizons profonds. La proportion de cailloux est élevée et on a estimé qu'elle constitue 50 à 80 % du volume de la zone occupée par les racines. De ce fait, et sachant que la densité apparente de la terre fine est de 1,45 on peut estimer que la quantité de sol biologiquement active par hectare varie de 435 à 1 087 Mg pour l'horizon 0-15 cm.

Le pH varie de 7,1 à 7,8 en fonction de la profondeur. La matière organique est élevée dans l'horizon supérieur avec un rapport C/N de 16, puis diminue avec la profondeur. Le phosphore (P_2O_5) est en quantité très faible alors que le calcium est le cation le plus important. Le calcaire total est faible. Une description détaillée du sol a été donnée par MERZOUKI (1986).

Ce taillis de Chêne vert est situé dans l'étage bioclimatique méditerranéen humide d'Emberger, variante à hiver frais avec une pluviosité comprise entre 1 000 et 1 100 mm (DEBUSSCHE & ESCARRE,

1983) et une forte variabilité interannuelle. Les températures et les précipitations moyennes mensuelles sont représentées sur la figure 1. La saison sèche varie entre 2 et 3 mois.

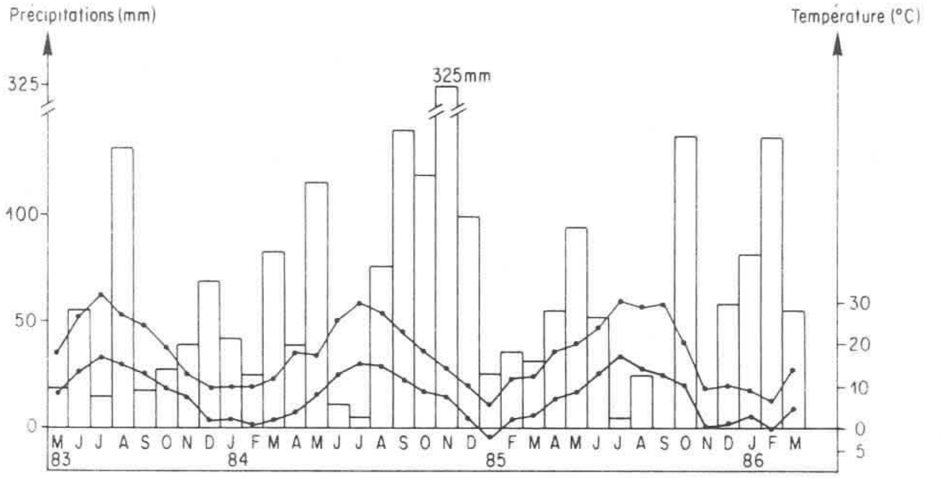

FIG. 1. — Moyennes mensuelles des températures maximales et minimales (en °C) et des précipitations (mm) enregistrées à Puéchabon. Courbes: températures maximales et minimales. Histogrammes: précipitations.

B) Réalisation de la coupe à blanc

Dans le site de Puéchabon, une coupe à blanc a été réalisée en février 1984 pour suivre la reconstitution du taillis et étudier les conséquences qui en résultent. Pour cela, la totalité des arbres et arbustes a été coupée à 5-10 cm du sol, débitée sur place avant d'être évacuée.

II. – MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA MINÉRALISATION DE L'AZOTE

A) Protocole expérimental

La minéralisation de l'azote dans un sol peut être appréhendée de différentes manières:

— par voie indirecte, en évaluant, par comptage, les groupes fonctionnels de microorganismes ammonificateurs ou nitrificateurs;

— par voie directe en incubant des échantillons de sol et en mesurant les quantités d'ammonium et de nitrates produites, soit *in vitro* au laboratoire, soit *in situ* sur le terrain.

C'est cette deuxième méthode qui a été adoptée dans ce travail. L'incubation en aérobiose effectuée au laboratoire (LOSSAINT & ROUBERT, 1964; LEMÉE, 1967; POPOCVIC, 1971; KEENEY, 1980) et sur le terrain fournit des indications à la fois sur la minéralisation potentielle et réelle (RAISON *et al.*, 1987).

Cette dernière estimation est néanmoins influencée par l'activation de la minéralisation lors du tamisage du sol. On peut cependant admettre, la durée de l'incubation étant assez longue (4 à 6 semaines), qu'un nouvel équilibre s'établit rapidement et rapproche les résultats obtenus de ceux qui sont produits en condition naturelle. Les échantillons qui étaient issus du sol sous forêt et de celui de la zone dénudée ont été soumis au même traitement et les résultats pouvaient donc être comparés, même si dans l'absolu ils étaient davantage qualitatifs que quantitatifs. Les chiffres qui étaient obtenus

se rapprochent de ce qu'il est convenu d'appeler la minéralisation nette, c'est-à-dire la résultante de la minéralisation brute et de la réorganisation dans le compartiment microbien, puisque les facteurs qui ont tendance à diminuer cette quantité, lessivage et absorption radiculaire ont été éliminés.

1. *Mode opératoire*

Dans les deux sites étudiés à Puéchabon (sous forêt et site déboisé), six échantillons de sol ont été prélevés dans l'horizon supérieur entre 0-15 cm, débarrassés de la litière, des racines et des cailloux par tamisage à 4 mm. Le sol homogénéisé a été réparti en deux lots; l'un a servi pour l'incubation sur le terrain et l'autre, transporté au laboratoire, a été incubé *in vitro* pour déterminer les teneurs actuelles en azote minéral.

2. *Incubation au laboratoire*

La minéralisation potentielle de l'azote a été évaluée en conditions optimales de température et d'humidité. L'équivalent de 300 g de terre sèche, tamisée à 4 mm, a été incubé dans des Erlenmeyers de 500 ml, dans une chambre d'incubation à 28°C. L'humidité du sol était réajustée à 80 % de l'humidité équivalente, deux à trois fois par semaine.

3. *Incubation sur le terrain*

Sur le terrain, le sol tamisé et homogénéisé était réparti dans des boîtes métalliques de 830 ml, perforées latéralement et à leur base. Six boîtes ont été placées dans l'horizon correspondant aux prélèvements (0 – 15 cm) pendant 4 semaines. Le sol était ainsi incubé dans des conditions de température et d'humidité proches de celles du milieu.

4. *Extraction et dosage*

L'azote minéral du sol a été extrait par une solution de sulfate de potassium normale (N), le rapport extractant/sol était de 5/1. Le mélange était agité durant 1 heure, centrifugé à 4 000 tours/minute pendant 15 minutes puis filtré. Pour le dosage de NH_4, l'extrait a été additionné d'acide sulfurique concentré (36 N) à raisons de 2 %.

Pour le dosage de NO_3^- l'extrait était récupéré dans une solution de sulfate de cuivre acidifiée à raison de 10 %.

L'ammonium et les nitrates ont été dosés colorimétriquement selon la méthode de ROSKAM et LANGEN (1964) pour l'azote ammoniacal et par la méthode de JACKSON (1965) pour l'azote nitrique.

L'azote a été déterminé selon la technique de Kjeldahl.

B) Expression des résultats

1. *Production d'azote minéral sur le terrain: minéralisation nette*

La minéralisation nette de l'azote organique a été estimée par des incubations sur le terrain. L'absorption radiculaire et le lessivage étaient évités et les pertes sous forme gazeuse étaient considérées comme négligeables par rapport à l'azote minéralisé. La production de l'azote minéral a été déterminée par la soustraction de la teneur actuelle $i(t)$ de la teneur après incubation $(t+1)$, toutes les valeurs sont exprimées en ppm (mgN kg^{-1} terre sèche).

$N-NH_4^+ = N-NH_4^+\,(t+1) - N-NH_4^+\,i(t)$,

$N\text{-}NO_3^- = N-NO_3^-\,(t+1) - N-NO_3^-\,i(t)$,

$N-\min = N-NH_4 + N-NO_3$

avec

$N-NH_4^+$ = production d'ammonium après 30 jours d'incubation *in situ*,

$N-NO_3^-$ = production nitrates après 30 jours d'incubation *in situ*,

N − min = production de N minéral après 30 jours d'incubation *in situ*,

$N-NH_4^+ \, i(t)$ = teneurs actuelles en ammonium,

$N-NO_3^- \, i(t)$ = teneurs actuelles en nitrates,

$N-NH_4^+ \, (t+1)$ = teneurs en ammonium après 30 jours d'incubation,

$N-NO_3^- \, (t+1)$ = teneurs en nitrates après 30 jours d'incubation.

2. *Analyses statistiques des résultats*

L'hétérogénéité du milieu, due au pourcentage élevé de cailloux (coefficient de variation = 25 à 35 %), a conduit à opter pour un échantillon moyen de sol, aussi bien sous forêt que dans le site déboisé. Le calcul des quantités d'azote était fait à l'aide d'un programme qui donnait la moyenne, l'écart-type et l'analyse de la différence entre la moyenne des deux sites à l'aide du test de Student, au seuil de probabilité de 95 et 99 %.

III. — RÉSULTATS

A) Les teneurs actuelles sur le terrain (teneurs résiduelles)

Si ces teneurs renseignent peu quant aux potentialités trophiques d'un sol, elles permettent néanmoins à titre indicatif de caractériser les deux sites, du fait qu'elles représentent la quantité réellement produite, moins tout ce qui est absorbé par la végétation, réorganisé par la microflore ou lessivé.

1. *Azote minéral total*

Dans l'écosystème déforesté, l'azote actuel total était systématiquement plus élevé que sous forêt. La forme ammoniacale était dominante dans les deux sites et pouvait atteindre 96 % de l'azote minéral total (tab. I). Cette accumulation d'ammonium permet de poser un certain nombre d'hypothèses: blocage de la nitrification, absorption préférentielle des nitrates par les souches ou entraînement en profondeur des nitrates par lessivage.

L'azote minéral actuel, qui était dosé mensuellement, présentait des variations très irrégulières, plus prononcées dans le site déboisé. Quantitativement, il reflète l'interaction des différents compartiments de l'écosystème (végétation, sol, atmosphère). Les teneurs, représentées sur la figure 2, variaient de 2,1 à 19,0 ppm sous forêt et de 5,0 à 33,2 ppm après coupe.

Les chiffres moyens annuels pour 1985 dans les deux sites, qui peuvent être qualifiés de teneurs résiduelles, étaient de 10,6 ppm sous forêt et 20,5 ppm après coupe, soit un doublement des teneurs moyennes à la suite de la coupe à blanc.

2. *Les nitrates*

Pour les nitrates, l'effet de la forêt se manifestait par une certaine stabilité des teneurs avec néanmoins un maximum en août 1985 de 7,3 ppm (*fig.* 2). Dans le site déboisé au contraire, les fluctuations étaient aussi importantes que pour l'azote

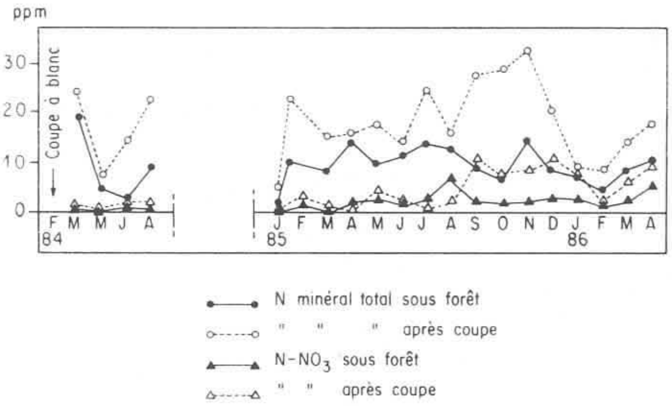

FIG. 2. — Variations des teneurs actuelles d'azote minéral total ($N - NH_4^+ + N - NO_3^-$) et de nitrates sous forêt et dans le site déboisé.

minéral total. Parfois, de même ordre de grandeur que sous forêt, elles pouvaient atteindre 11,1 ppm (septembre 1985). Les teneurs moyennes mensuelles étaient de 2,4 ppm sous forêt et de 4,8 ppm dans le site déboisé, soit encore le double.

B) Minéralisation potentielle au laboratoire

1. *Azote minéral total*

La figure 3 représente l'évolution des teneurs en azote minéral au cours des incubations qui ont été effectuées de mai 1984 à janvier 1986. L'allure des courbes donne une indication de la disponibilité potentielle d'azote après six semaines d'incubation.

Au bout de 6 semaines d'incubation les teneurs en azote minéral total atteignaient des valeurs allant de 15,2 à 73,4 ppm dans les échantillons récoltés sous forêt et 16,8 à 85,8 dans ceux issus du sol prélevé après coupe. La disponibilité potentielle en azote (N6-N0) variait de 8,7 à 59,0 ppm dans le sol sous forêt et de 9,1 à 59,7 ppm dans le sol de la zone coupée. Les variations dans le temps de cette disponibilité sont résumées dans le tableau II. Il en ressort que l'effet de la coupe à blanc n'était pas immédiat.

La minéralisation potentielle après coupe indiquait d'abord un déficit par rapport au témoin. Ceci provenait probablement d'une forte réorganisation due à l'accumulation de matériel carboné à la surface du sol après la coupe. Le maximum d'azote minéral produit au laboratoire a été enregistré pour la série de juillet-août 1985, aussi bien sous forêt qu'après coupe. Ceci résultait de la réhumectation des

TAB. I. – **Variation des teneurs actuelles de $N-NH_4$ et du rapport $N-NH_4/N$ min. tot. sous forêt et dans le site déboisé. Écart-type entre parenthèses.**

	Mars 1984	Mai	Juin	Août	Janv. 1985	Fév.	Mars	Avr.	Mai	Juin
$N-NH_4^+$ sous forêt	18,3	4,3	1,9	6,5	1,9 (0,6) **	8,8 (0,4) **	8,2 (0,8) **	13,0 (2,1) *	7,0 (0,3) **	9,7 (0,6) **
$N-NH_4^+$, coupe	23,1	6,7	11,2	17,4	4,1 (0,3)	19,1 (0,3)	14,1 (0,4)	15,3 (1,4)	13,2 (0,4)	12,5 (2,5)
% N_{min}, forêt	96,3	99,6	65,5	71,4	90,5	83,0	96,5	87,8	68,6	83,6
% N_{min}, coupe	94,7	88,1	77,8	77,3	82,0	83,4	90,4	95,6	72,9	81,2
	Juil. 1985	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv. 1986	Fév.	Mars	Avr.
$N-NH_4^+$, sous forêt	12,6 (0,4) **	5,9 (0,6) **	7,3 (0,7) **	4,8 (0,7) **	12,8 (0,5) **	5,8 (0,3) **	4,7 (0,6) **	5,7 (0,8) N.S.	6,3 (0,4) **	8,4 (0,3) **
$N-NH_4^+$, coupe	24,0 (0,6)	14,3 (0,5)	16,8 (1,3)	21,5 (3,0)	24,4 (0,5)	10,4 (0,2)	2,4 (0,1)	5,7 (0,4)	8,5 (0,9)	9,8 (1,0)
% M_{min}, forêt	81,8	44,4	76,8	69,5	85,9	53,0	61,8	76,0	69,2	74,3
% N_{min}, coupe	94,1	85,1	60,0	73,6	73,5	48,6	24,5	63,3	55,5	53

* Différence significative entre forêt et coupe à 95 %.
* Différence significative entre forêt et coupe à 99 %.
N.S. Différence non significative.

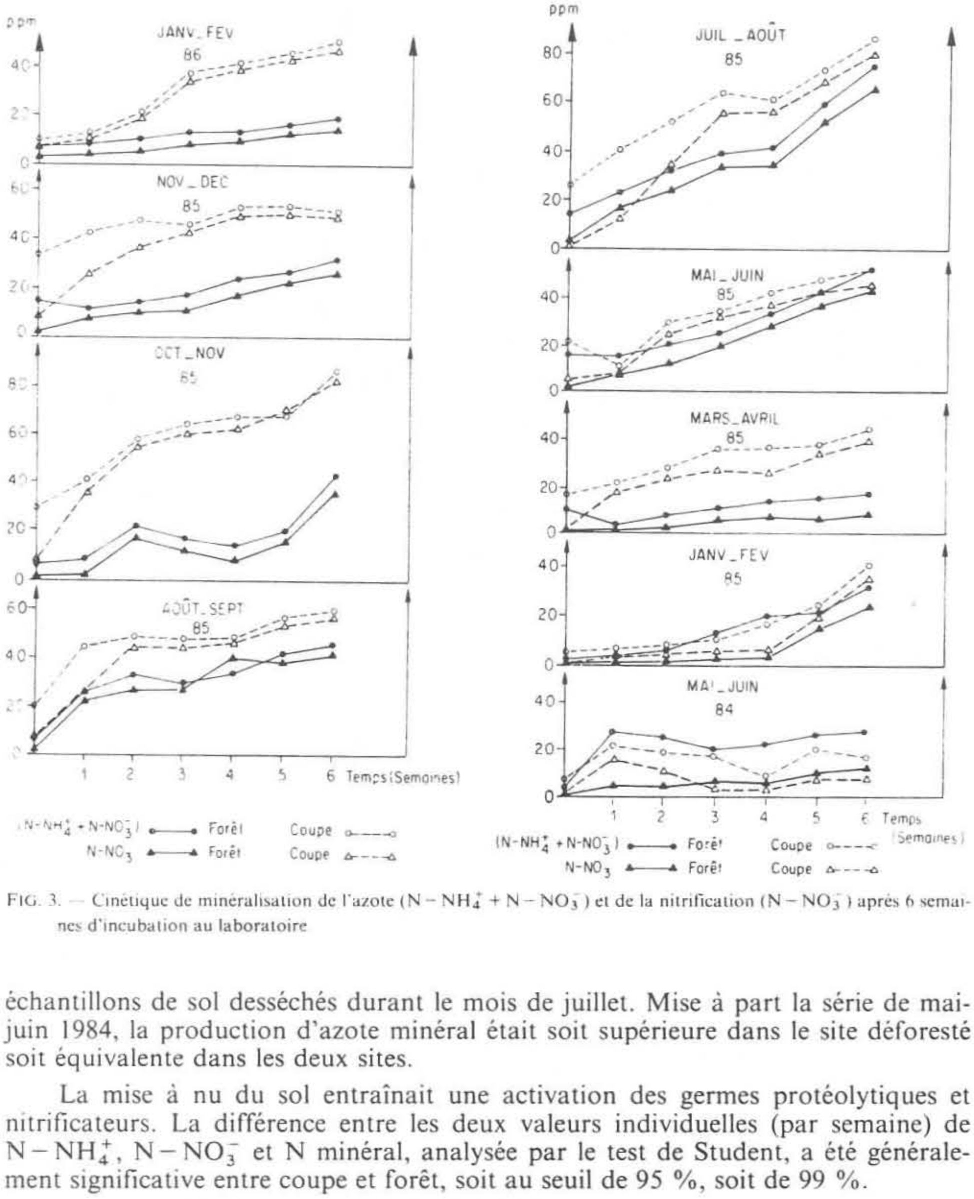

FIG. 3. — Cinétique de minéralisation de l'azote ($N-NH_4^+ + N-NO_3^-$) et de la nitrification ($N-NO_3^-$) après 6 semaines d'incubation au laboratoire

échantillons de sol desséchés durant le mois de juillet. Mise à part la série de mai-juin 1984, la production d'azote minéral était soit supérieure dans le site déforesté soit équivalente dans les deux sites.

La mise à nu du sol entraînait une activation des germes protéolytiques et nitrificateurs. La différence entre les deux valeurs individuelles (par semaine) de $N-NH_4^+$, $N-NO_3^-$ et N minéral, analysée par le test de Student, a été généralement significative entre coupe et forêt, soit au seuil de 95 %, soit de 99 %.

Une revue bibliographique (tab. III) indique que nos valeurs concordent avec celles obtenues par BILLES *et al.* (1971 et 1975) en zone méditerranéenne et par FAURIE (1973) sur des pelouses sèches. Par contre, elles sont nettement inférieures à celles déterminées dans des sols acides en France par LEMÉE (1967), et en Belgique par VAN PRAAG & WEISSEN (1977), et par Herbauts (1983).

Le taux de minéralisation, qui est le rapport de l'azote minéral total produit sur l'azote organique susceptible d'être minéralisé, renseigne sur l'influence du passé pédoclimatique et sur l'état de la matière organique du sol. Ce taux obtenu après

TAB. II. — **Évolution de l'azote minéral produit après 6 semaines d'incubation au laboratoire, en ppm.**

Date		Mai-juin 1984	Janv.-fév. 1985	Mars-avr.	Mai-juin	Juil.-août	Août-sept.	Oct.-nov.	Nov.-déc.	Janv.-fév. 1986
N_{min} initial (N 0).	forêt	4,8	2,1	8,5	1,5	14,4	8,4	6,9	14,9	7,6
	coupe	6,7	5,0	15,1	20,5	25,4	21,7	29,2	33,2	9,8
N_{min} final (6 semaines) (N 6).	forêt	28,1	30,8	15,2	50,1	73,4	46,1	42,8	32,4	19,2
	coupe	16,8	39,2	42,0	49,7	85,2	59,2	85,8	51,4	49,7
M_{min} total (N 6-N 0).	forêt	23,3	28,7	8,7	35,1	59,0	37,7	35,9	17,5	11,6
	coupe	9,1	34,2	26,9	29,2	59,7	37,5	56,6	18,2	39,9

TAB. III. — **Production potentielle d'azote minéral total au laboratoire et sur le terrain dans quelques écosystèmes forestiers durant une incubation de 4 à 6 semaines.**

Formation végétale	Sol	pH eau	Age (an)	N_{min} total potentiel (ppm)	N_{min} *in situ* (ppm)	Référence
Station du Rouquet						
Quercus ilex, futaie variante sèche	Rouge méditérranéen brunifié	7,5-7,8	150	0-10,5 *	1,6-22,3	Billès et al. (1971) *
Station de la Madeleine						
Quercus ilex, futaie variante fraîche	Rendzine forestière sur colluvion	7,6-8	N.D.	0-21 *	5,2-47,5	Billès et al. (1971) *
Station de Gardiole						
Quercus ilex, *Quercus coccifera* et *Brachypodium ramosum*	Fersiallitique	7,6-7,8	30	0-7,4	2,4-10,5	Billès *et al.* (1975)
Station d'Ain						
Pelouse xérophile	Calcaire	8,1	N.D.	10,2-33,8	0-18,7	Faurie (1973)
Station d'Ain Oussera (Algérie)						
Steppes à Alfa	Calcaire + croûte	8	N.D.	10-120	5-20	Djellali *et al.* (1985)
Station d'Herrenwald						
Querceto capinetum	Sol lessivé, Alfisol	4	N.D.	85	39	Lemée (1967)
Pruneto fraxinetum		4,4	N.D.	83	20	
Quercetum medio-europaeum	Podzolique	3,7	N.D.	220	66	
Sarothamnus scoparius	Podzal, Hydromorphe	3,8	N.D.	143	57	
Querceto molinietum	Podzol à moder sableux	3,9	N.D.	269	54	
Molinia & Calluma		4	N.D.	68	3	

TAB. III. – (*Suite*).

Station de la Lisière de Herrenwald						
Friche à graminées	Sableux	5,6	10	47	7	Lemée (1967)
Bétulaie		4,5	25	101	25	
Aulnaie		4,6	30	164	92	
Épiceas		3,6	40	310	156	
Coupe épicéa		4,6	23	328	125	
Station de la Forêt de Fontainebleau						
Hétraie parsemée de chêne		4,4	N.D.	21-90,6	6-12	Lemée (1967)
Station de Mirwart						
Hêtraie nue	Sol brun acide	7	N.D.	N.D.	34-67	Praag van & Weissen (1977)
Station de Bellefontaine						
Chênaie	Sol ocre podzolique	3,5	N.D.	114	69	J. Herbauts (1983)
Station de Meix-devt-virton						
Hêtraie	Sol brun ocreux	3,9	N.D.	78	58	J. Herbauts (1983)
Station de Etalle						
Hêtraie	Sol brun ocreux	4	N.D.	138	68	J. Herbauts (1983)
Station de Musson						
Hêtraie	Sol brun faiblement lessivé	5,2	N.D.	225	63	J. Herbauts (1983)
Station de Saint-Mard						
Hêtraie	Sol brun lessivé	5,4	N.D.	110	80	J. Herbauts (1983)
Station de Puéchabon						
Chêne vert	Fersiallitique	7,6-8	42	8,7-59,0	0-14,5	Présent travail
Rejets de chêne vert	Fersiallitique	7,6-8	1-2	9,1-59,7	0-19,4	Présent travail

* BILLÈS *et al.* (1971) ont estimé les potentialités minéralisatrices au laboratoire durant une semaine.

6 semaines d'incubation était nettement plus élevé dans le site déboisé, il variait de 0,2 à 1,9 % sous forêt et de 0,3 à 2,7 % après coupe (tab. IV).

2. *Variations des teneurs en nitrates*

Le potentiel de nitrification des sols a souvent été considéré comme un critère pour classer qualitativement et sur le plan de la nutrition azotée les groupements végétaux (LOSSAINT & ROUBERT, 1964; ELLENBERG, 1977), ainsi que pour évaluer les effets qu'entraînent des perturbations. VITOUSEK & MELILLO (1979) et ROBERTSON (1982) l'ont utilisé pour étudier l'effet du déboisement. Dans le cas présent, les incubations au laboratoire montraient un effet stimulant sur la nitrification. La production des nitrates après 6 semaines d'incubation variait de 12,4 ppm à 62,9 sous forêt et de 6,8 à 79,4 ppm après coupe (*fig.* 3). La stimulation de l'activité nitrificatrice par la mise à nu du sol était très nette, exception faite des séries de mai-juin 1984 et mai-juin 1985. Par contre, si l'on examine les valeurs des taux de nitrification (tab. IV), ces dernières sont très élevées aussi bien sous forêt que sous coupe sans différence manifeste. Ceci s'explique aisément par le milieu saturé en calcium, très favorable à la nitrification, contrairement à ce que l'on observe dans les milieux désaturés où les taux de nitrification faibles sous forêt augmentent rapidement après coupe.

C) Minéralisation de l'azote sur le terrain

1. *Variation de la production d'azote minéral total*

La production d'azote minéral par incubation était généralement plus faible sur le terrain qu'au laboratoire. En effet, la température et l'humidité du sol n'atteignaient jamais sur le terrain les conditions optimales réalisées au laboratoire (28°C et 80 % de l'humidité équivalente). La figure 4 représente les productions d'azote minéral par les deux sites: celui perturbé par la coupe et le site témoin. La production mensuelle variait de 0 à 14,5 ppm sous forêt et de 0 à 19,4 ppm après coupe. Les valeurs minimales étaient enregistrées respectivement en juillet 1985 et janvier 1986 dans la forêt, en mai 1984 et janvier 1986 dans le site déboisé.

En 1984, la minéralisation mensuelle nette sous forêt ne dépassait pas 9,0 ppm. L'azote minéral était essentiellement sous forme ammoniacale, exception faite de la série de mai où il y avait une nette stimulation de la nitrification. Dans le site déboisé, l'azote ammoniacal était également dominant. La diminution globale d'azote minéral total, en mai 1984, indique vraisemblablement une réorganisation importante. En 1985-1986, la production d'azote minéral sous forêt était faible en juin et nulle en juillet 1985 et janvier 1986. La baisse estivale résultait sans doute de la dessiccation du sol. Par contre, celle du mois de janvier 1986 correspondait, elle, à une période particulièrement froide où la température du sol était souvent négative et ne dépassait pas, dans l'absolu, 6°C. Les baisses estivales et hivernales étaient suivies d'une intense minéralisation, les maxima se situant durant les mois de février, mai, et septembre 1985.

Dans le site déforesté, le minimum se situait également en janvier 1986, toujours suite aux conditions climatiques particulièrement drastiques de ce mois. Il était suivi d'une intense minéralisation en février et mars 1986. Les taux maximaux de minéralisation étaient observés en juillet, août et septembre.

TAB. IV. — **Variation des taux de nitrification ($(N-NO_3^-)/(N\ total) \times 100$)** au laboratoire (6 semaines) et sur le terrain (4 semaines).

Mois	Taux de nitrification		Taux de minéralisation		Mois	Taux de nitrification		Taux de minéralisation	
	in situ	*in vitro*	*in situ*	*in vitro*		*in situ*	*in vitro*	*in situ*	*in vitro*
1984 : 03.	19,6		0,15		07.	0	100	0	1,24
	0		0,18			20,3	100	0,66	2,32
04.	100	53,2	0,27	1,7	08.	49,0	85,6	0,30	1,03
	0	73,9	0	1,3	08.	67,1	100	0,69	1,87
06.	35,9		0,23		09.	36,8		0,33	
	10,2		0,37		09.	97,7		0,74	
1985 : 01.	17,2	87,6	0,20	0,57	10.	53,5	97,2	0,18	0,43
	75,4	100	0,91	0,60		100	100	0,06	2,59
02.	1,6		0,44		11.	54,2	100	0,22	0,72
	70,7		0,20			100	100	0,05	2,05
03.	11,2	100	0,15	0,36	12.	100		0,14	
	100	100	0,32	1,31		100			
04.	100		0,06		1986 : 0,1.	0	100	0	0,41
	100		0,10			0	98,2	0	1,57
05.	72,2	100	0,41	0,97	02.	71,7		0,15	
	100	100	0,47	1,54		91,8		0,37	
06.	100		0,02		03.	42,2		0,18	
	100		0,12			85,2		0,41	

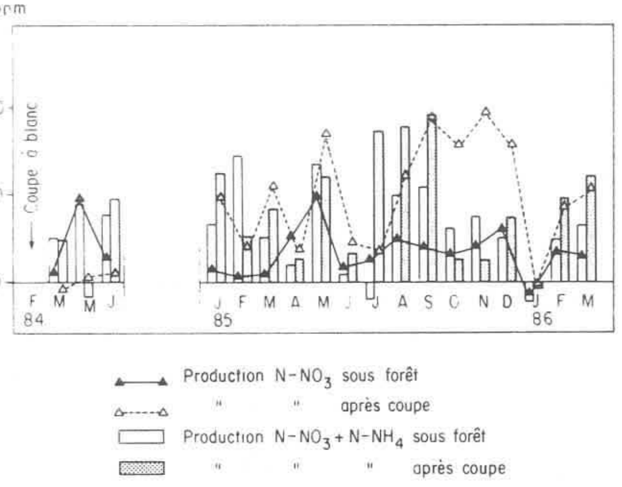

FIG. 4. — Vaiation de la production d'azote minéral ($N-NH_4^+ + N-NO_3^-$) et de nitrates ($N-NO_3^-$) après 1 mois d'incubation sur le terrain.

Les taux de minéralisation (tab. IV) dans les deux sites durant un mois d'incubation *in situ* confirmaient l'effet stimulateur de la coupe à blanc sur la minéralisation de l'azote. Ces taux variaient de 0 à 0,4 % sous forêt et de 0 à 0,8 % après coupe.

2. *Variation de la production des nitrates*

Les résultats sont représentés par la figure 4. Les fluctuations étaient régulières sous forêt avec des minimums en période hivernale, suivies d'une stimulation de la nitrification. Les maximums correspondaient au mois de mai 1984 et 1985. La baisse enregistrée en juin-juillet 1985 était due à la sécheresse de l'été. Une même évolution saisonnière de la nitrification et donc de la minéralisation a été observée par FAURIE (1973) et DJELLALI *et al.* (1985), respectivement sous pelouse xérophile et sous steppe à alfa. La réactivation des processus de nitrification qui commençait au mois d'août et s'est poursuivie jusqu'en décembre 1985 était due à la réhumectation du sol. L'absence de nitrates en janvier 1986 pourrait être le résultat des fortes pluies survenues à la fin de la période d'incubation; il est possible que l'engorgement des boîtes d'incubation à travers les perforations ait provoqué un entraînement des nitrates ou une dénitrification. Mais les conditions climatiques particulièrement défavorables étaient également susceptibles d'empêcher toute nitrification. Dans le site déboisé, les résultats de 1984, obtenus durant les 6 mois qui ont suivi la coupe, montrent une production faible de nitrates. Il faut noter que les manipulations inhérentes à la coupe ont entraîné l'accumulation d'un excès de matériel organique au sol. LIKENS *et al.* (1970) définissent cette période comme une phase de réorganisation de l'azote par la microflore.

Si la cinétique de la production nette des nitrates en 1985-1986 était comparable dans les deux placettes, la production était nettement plus élevée après coupe, avec des différences hautement significatives ($p < 0.01$), exception faite de la série d'avril durant laquelle les boîtes d'incubation ont été perturbées accidentellement sous

forêt. Les variations du taux de nitrification ont confirmé l'activation des microorganismes nitrificateurs à partir de janvier 1985 (tab. IV).

On admet en général que la stimulation de la nitrification causée par la coupe à blanc favorise les pertes par lessivage. En effet, l'absence d'absorption radiculaire par la végétation et la grande mobilité des nitrates facilite leur drainage en profondeur. Dans le cas présent, les premiers résultats, concernant les pertes de NO_3^- par lessivage sous forêt et après déboisement, ne montraient pas de différence significative. Les valeurs étaient de 2,4 kg ha^{-1} sous forêt et 2,9 kg ha^{-1} dans le site déboisé. Mais ces résultats correspondaient uniquement à une période réduite, de septembre à janvier 1986. Comparé à d'autres écosystèmes (tab. V) de la zone tempérée, sur sols acides, où les pertes sont plus importantes, l'effet de coupe sur le drainage des nitrates paraît très atténué dans notre type de sol argilo-limoneux, relativement peu perméable.

IV. – DISCUSSION

La mise à nu d'un sol à la suite d'une coupe à blanc est suivie d'une forte réorganisation de l'azote minéral. Ceci résulte de l'accumulation de résidus de matériel végétal au sol au moment de la coupe, ainsi que d'une mortalité radiculaire probablement très importante. La production d'azote minéral est donc faible et le taux de nitrification ne dépasse pas les 10 %.

Une année après la coupe à blanc la minéralisation de l'azote est stimulée aussi bien en condition contrôlée au laboratoire que sur le terrain.

La production de nitrates *in situ* dans le site déboisé est largement supérieure à la production sous forêt, avec des taux de nitrification élevés. Par contre, cela n'est pas le cas dans les conditions optimales réalisées en laboratoire: les taux de nitrification n'y diffèrent pas entre les sols issus des deux sites.

Cette stimulation de la minéralisation et de la nitrification après la mise à nu du sol est induite d'une part, par les variations microclimatiques, et d'autre part, par l'évolution du compartiment organique du sol (C_T et N_T).

La suppression de la canopée expose le sol à des conditions climatiques différentes. Ainsi les radiations solaires arrivent au sol et provoquent l'augmentation de la température ce qui induit une évaporation plus importante de l'eau du sol. Ces modifications pédoclimatiques sont regroupées sur la figure 5. Elles indiquent des alternances de phases de dessiccation-humectation du sol nu, qui favorisent la décomposition de la matière organique et stimulent les processus de minéralisation. Mais la méthodologie que nous avons adoptée pour étudier la minéralisation de l'azote, au laboratoire et sur le terrain ne permet pas de cerner l'effet de la température et de l'humidité du sol. En effet, l'incubation *in vitro* s'effectue dans des conditions standard, alors que sur le terrain, les incubations du sol se font à la température ambiante et à l'humidité actuelle du sol. Quant aux teneurs résiduelles de l'azote minéral, leur variabilité est difficile à attribuer uniquement aux variations climatiques. Aussi, nous paraît-il mieux indiqué d'utiliser la notion de passé pédoclimatique pour analyser les résultats obtenus au laboratoire. Ainsi les stérilisations partielles de l'activité microbienne durant les périodes hivernales particulièrement drastiques de janvier 1985 et de janvier 1986 sont très nettes. Le froid a réduit considérablement l'activité des micro-organismes du sol. Les conditions favorables

TAB. V. – **Pertes des nitrates en kg.ha* dans plusieurs ecosystèmes forestiers perturbés d'après** VITOUSEK *et al.*, 1979.

Station	Perturbation	Pertes des nitrates en kg.ha^{-1}		Référence
		Témoin	Perturbé	
Hubbart Brook, New Hampshire.	Déboisement	2,0	125,5	Likens *et al.* (1970)
	Coupe en bande (strip-cutting)	4,5	10,7	Hornbeck *et al.* (1972)
	Coupe à blanc + Herbicide	2,0	97,0	Likens *et* al. (1970)
Gale River New Hampshire. . . .	Coupe à blanc	2,0	38,0	Pierce *et al.* (1972)
Fernow, West Virginia.	Coupe à blanc	0,6	2,99	Aubertin et Patric (1974)
Coweta.	Coupe à blanc	0,03	0,63	Swank (1980)
Alsea River, Oregon.	Coupe à blanc + Feu	3,9	15,4	Brown *et al.* (1973)
H. J. Andrews Forest, Oregon.	Coupe à blanc + Feu	0,08	0,26	Fredriksen (1971)
Thompson forest, Washington.	Coupe à blanc	0,48	0,87	Cole et Gessel (1965)
Forest, British Columbia.	Coupe à blanc	0,9	6,7	Kimmins et Feller (1976)
Mainai Catchment, New Zealand.	Coupe à blanc + Feu	0,43	1,0	Neary *et al.* (1978)
Puéchabon, Sud de la France. .	Coupe à blanc	2,4	2,9	Rapport (travail en cours)

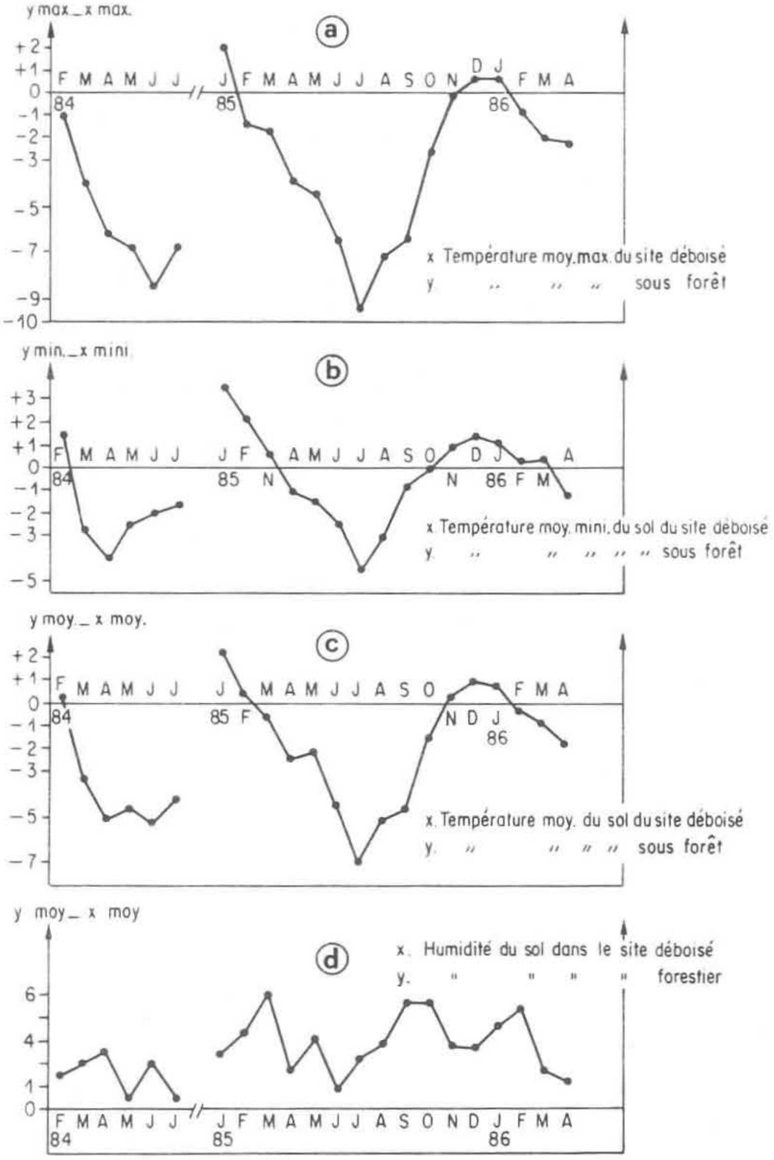

FIG. 5. — Ecarts des températures moyennes mensuelles [maximales (A), minimales (B) et moyennes (C) du sol (Horizon 0-15 cm) entre le site forestier et le site déboisé. (D) Variation des écarts de l'humidité du sol entre le site forestier (Y) et le site déboisé (X).

d'incubation au laboratoire ne réactivent la minéralisation qu'après un temps de latence qui est fonction de l'intensité de la période froide précédant le prélèvement. Le temps de réactivation a ainsi duré 4 semaines après les froids de janvier 1985, mais seulement 2 semaines après ceux de janvier 1986, qui étaient plus longs mais

moins intenses. De plus, un enneigement important en 1986 a tamponné les effets du froid au niveau du sol.

Le réajustement de l'humidité du sol à 80 % de l'humidité équivalente stimule également la minéralisation de l'azote après des périodes de dessiccation. Si l'influence du passé pédoclimatique est comparable dans les deux sites, les valeurs moyennes sont différentes et les taux de minéralisation sont plus élevés dans le sol du site déboisé. Mais ces variations pédoclimatiques dans le site déboisé ne peuvent pas à elles seules expliquer cette stimulation des processus de minéralisation et une production beaucoup plus importante de nitrates. Ainsi RICE & PANCHOLY (1972) ont émis l'hypothèse d'une inhibition de la nitrification dans les écosystèmes climaciques, qui serait le résultat de l'augmentation de la concentration en tannins des litières. Certains auteurs l'ont confirmé en montrant une diminution de l'activité nitrifiante en fonction du développement de la végétation (LODHI & KILLINGBERCK, 1979). D'autres, par contre, n'ont pas observé d'effet significatif sur la nitrification (MONTES & CHRISTENSEN, 1979; LAMB, 1980).

Si un blocage de la nitrification existe dans le sol forestier, il est probablement dû à la richesse en carbone du matériel végétal retournant au sol. L'accumulation de litière à C/N élevé, favorise la compétition entre les organismes hétérotrophes et autotrophes, ce qui entraîne des modifications importantes de la nitrification (JONES & RICHARDS, 1977; HENDRICKSON, 1985). L'apport continu à la surface du sol forestier de litière riche en carbone et en particulier en tannins, apport qui est en moyenne de 3 750 kg ha^{-1} (ED DERFOUFI, 1986), peut effectivement ralentir le déroulement de la nitrification et donc de la production des nitrates. Il s'avère quand même que les nitrificateurs sont d'excellents compétiteurs pour l'utilisation de NH_4^+. Les corrélations établies entre NH_4^+ actuel et NH_4^+ issu de l'incubation *in situ* (MERZOUKI, 1986) montrent que les fluctuations de ce cation sont essentiellement dues à l'activité des micro-organismes nitrificateurs. La préférence de la végétation pour telle ou telle forme de l'azote minéral n'est pas démontrée dans ce travail. Notons qu'à partir de ces observations, l'azote minéral disponible dans le sol, et plus particulièrement celui susceptible d'être mis à la disposition de la végétation, est sous forme de NH_4^+ et NO_3^- sous taillis âgé et essentiellement sous forme de NO_3^- dans le taillis en voie de reconstitution, âgé de 1 et 2 ans. Mais ceci ne permet pas pour autant de saisir les transformations, qui peuvent intervenir immédiatement avant leur assimilation par la végétation, de ces deux états de l'azote dans la solution du sol.

V. – CONCLUSION

Pour quantifier la production en azote minéral du sol et étudier les variations dues à l'influence d'une coupe à blanc, nous avons suivi la dynamique de l'azote au laboratoire et sur le terrain.

(1) La mise à nu du sol en février 1984 n'entraînait pas une activation immédiate des processus de minéralisation. Il est fort probable que la manipulation du site ainsi que l'incrément en racines mortes ont favorisé la réorganisation de l'azote minéral. Cet effet n'a été observé que durant une période limitée de temps (de mars à juillet 1985).

(2) Les teneurs résiduelles en azote minéral mesurées de février 1984 à avril 1986 étaient très fluctuantes. Le minimum était de 5,0 ppm alors que le maximum

était de 33,2 ppm, soit une augmentation de 70 à 140 % par rapport à la situation sous forêt; les teneurs actuelles en nitrates variaient de 0,7 ppm à 11,0 ppm, soit une augmentation de 50 à 200 %.

(3) Une années après la coupe à blanc les potentialités minéralisatrices du sol sont nettement supérieures à celles du sol sous couvert forestier. L'azote minéral total produit au laboratoire était 262 ppm an^{-1}, soit une augmentation de 20 %. Quant à la nitrification potentielle, la production était 351,7 ppm an^{-1}, ce qui correspondait à une augmentation de 56 % par rapport au sol forestier.

(4) Sur le terrain, la production d'azote minéral dans le site déboisé était de 110,3 ppm an^{-1}, soit une augmentation de 210 %. Le taux de minéralisation annuel était de 4,6 % soit presque le double de celui trouvé sous forêt (2,4 %).

Résumé

L'impact du déboisement sur la minéralisation de l'azote dans un sol rouge méditerranéen sous Chêne vert (*Quercus ilex* L.) a été suivi à partir de février 1984, date de la coupe à blanc.

Les tests menés au laboratoire et sur le terrain ont montré que les processus de minéralisation étaient stimulés à la suite des modifications pédoclimatiques et trophiques.

Les potentialités minéralisatrices de ce sol avaient augmenté de 20 % et la nitrification d'environ 56 %.

Sur le terrain, la production de l'azote minéral s'était accrue de 37 % et la nitrification avait triplé; quant au taux de N-minéral, il avait doublé par rapport au site boisé.

Summary

Effect of clearcut on nitrogen mineralization in a mediterranean soil

The effect of clearcutting an evergreen oak (*Quercus ilex* L.) coppice on nitrogen mineralization in a mediterranean soil was studied immediately after cutting.

Laboratory and field measurements indicate that mineralization process increased in relation to soil climate and soil energetics modifications.

The mineralization capacity of the soil increased about 20 %, and nitrification about 56 %.

In the field, about 37 % more mineral nitrogen was produced, and nitrification increased three times. The mineralization rate was two-fold after clearcut, as compared to the mature coppice stand.

Bibliographie

Adams (P.W.) & Boyle (J.R.), 1982. — Soil fertility changes following clear-cutting and whole-tree harvesting and burning in central Michigan. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **46**: 638-640.

BAATH (E.), 1980. — Soil fungal biomass after clear-cutting of a pine forest in central Sweden. *Soil Biol. Biochem.*, **12**: 495-500.

BILLES (G.), LOSSAINT (P.) & CORTEZ (J.), 1971 *a*. — L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. I. Minéralisation du carbone. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **8**, 2: 375-395.

BILLES (G.), LOSSAINT (P.) & CORTEZ (J.), 1971 *b*. — L'activité biologique des sols dans les acosystèmes méditerranéens. II. Minéralisation de l'azote. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **8**, 4: 533-552.

BILLES (G.), CORTEZ (J.) & LOSSAINT (P.), 1975. — Étude comparative de l'activité biologique des sols sous peuplements arbustifs et herbacés de la garrigue méditerranéenne. I. Minéralisation du carbone et de l'azote. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **12**, 1: 115-139.

BINKLEY (D.), 1984. — Does forest removal increase rates of decomposition and nitrogen release? *For. Ecol. and Management*, **8**: 229-233.

BORMANN (F. H.) & LIKENS (G.E.), 1979. — *Pattern and process in forested ecosystem*. Springer Verlag, New York, 253 p.

CORTEZ (J.), LOSSAINT (P.) & BILLES (G.), 1972. — L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. III. Activités enzymatiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **9**, 1: 1-19.

CORTEZ (J.), BILLES (G.) & LOSSAINT (P.), 1975. — Étude comparative de l'activité biologique des sols sous peuplements arbustifs et herbacés de la garrique méditerranéenne II. Activité enzymatiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **12**, 1: 141-156.

BURGER (J. A.) & PRITCHETTE (W. L.), 1984. — Effects of clear-cutting and site preparation on nitrogen mineralization in a southern pine stand. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **48**: 1421-1437.

CALLEJA (M.), 1969. — Étude des activités biologiques du sol de trois groupements végétaux de la série du chêne vert: le *Quercetum ilicis*,le *Cocciferetum*, le *Brachypodietum ramosi*. Dynamique de la réorganisation de l'azote. Rôle du carbone organique énergétique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **6**, 4: 395-413.

DEBUSSCHE (M.) & ESCARRE (J.), 1983. — *Carte des isohyètes inter-annuelles dans le Montpelliérais*. Document du C.E.P.E., C.N.R.S., Montpellier.

DJELLALI (N.), BILLES (G.), BOUNAGA (N.), & LOSSAINT (P.), 1985. — Étude de l'activité biologique des sols de la steppe à alfa d'Algérie. Minéralisation du carbone et de l'azote. *Œcol. Plant.*, **6** (20), 3: 289-307.

EL DERFOUFI (G.), 1986. — *Gestion et dynamique des nutrients dans un écosystème forestier de chêne vert*. Thèse de 3^{e} cycle U.S.T.L., Montpellier, 130 p.

EMBERGER (L.), 1955. — Une classification des climats. *Rec. travaux Lab. Bot. Géol. Zool. Univ; Montpellier*, Sér. Bot., **7**, 3.43.

ELLENBERG (H.), 1977. — Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mitteleuropläische Pfanzengesellschaften. *Œcol. Plant.*, **12**, 1: 1-22.

FAURIE (G.), 1973. — Variations saisonnières de la microflore et de la minéralisation de l'azote dans un sol de pelouse xérophile. *Bull. Soc. Naturalistes et Archéologiques de l'Ain*, **87**: 67-86.

FLORET (C.), GALAN (M.J.), LE FLOCH (E.), RAPP (M.) & ROMANE (F.), 1989. — Organisation de la structure, de la biomasse et de la minéralomasse d'un taillis ouvert de chêne vert (*Quercus ilex* L.). *Œcol. Plant.*, **10** (24), 3: 245-262.

FOGUELMAN (D.), 1966. — *Étude de l'activité biologique, en particulier de la minéralisation de l'azote de quelques sols du Languedoc et du massif de l'Aigoual*. Thèse de spécialité, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 152 p.

HENDRICKSON (O.Q.), 1985. — Variations in the C/N ratio of substrate mineralized during forest humus decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, **17**, 4: 435-440.

HERBAUTS (J.), 1983. — Évaluation de la disponibilité azotée, potentielle et actuelle, dans les horizons humifères de diverses associations forestières du Sud de la Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **116**: 107-117.

JACKSON (H. L.), 1965. — *Soil chemical analysis*. Prentice-Hall, Inc. U.S.A., 498 p.

JONES (J. M.) & RICHARDS (B. N.), 1977. — Effect of reforestation on turnover of 15 N labelled nitrate and ammonium in relation to changes in soil micro-flora. *Soil Biol. Biochem.*, **116**: 107-117.

KEENEY (D. R.), 1980. — Prediction of soil nitrogen availability in forest ecosystems: A litterature review. *For. Sci.*, **26**: 159-171.

KLIMO (E.), 1984. — Changes of forest site after clear-cutting in spruce forest. *In:* AGRIN (G.I.)éd., *State and change of Forest Ecosystems. Indicators in Current Research. Swed. Univ. Agric. Sci., Dept. Ecology & Environmental Research*, Report 13: 87-95.

LAMB (D.), 1980. — Soil nitrogen mineralization in a secondary rainforest succession. *Œcologia*, **47**: 257-263.

LEMÉE (G.), 1967. — Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans les humus forestiers *in situ*. *Œcol. Plant.*,**2**: 285-324.

LIKENS (G. E.), BORMANN (F. H.), JOHNSON (N. M.), FISHER (D. W.) & PIERCE (R. S.), 1970. — Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook ecosystem, *Ecol. Monogr.*, **40**: 23-27.

LODHI (M. K.) & KILLINGBERK (K. T.), 1979. — Ellelopathic inhibition of nitrification and nitrifying bacteria in a ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Dougl.) community. *Amer J. Bot.*, **67**: 1423-1429.

LOSSAINT (P.) & RAPP (M.), 1987. — La forêt méditerranéenne de chêne vert, *In*: LAMOTTE (M.) & BOURLIÈRE (F.)éd. *problèmes d'écologie. Ecosystèmes terrestres*. Masson, Paris, 129-185.

LOSSAINT (P.) & ROUBERT (R.M.), 1964. — La minéralisation de l'azote organique dans quelques humus forestiers acides. *Ann. Inst. Pasteur*, **108**: 178-187.

MATSON (P.A.) & VITOUSEK (P.M.), 1981. — Nitrogen mineralization and nitrification potentials following clearcutting in the Hoosier National Forest, Indiana. *For. Sci.*, **27**, 4: 781-791.

MERZOUKI (A.), 1986. — *Les effets d'une coupe à blanc sur l'activité biologique d'un sol fersillitique méditerranéen*. Thèse de 3ᵉ cycle, U.S.T.L., Montpellier, 113 p.

MONTES (R. A.) & CHRISTENSEN (N. L.), 1979. — Nitrification and succession in the piedmont of North Carolina. *For. Sci.*, **25**: 287-297.

PIRON (C.), 1983. — Étude historique et structurale du taillis de chêne vert (*Quercus ilex* L.) à Puéchabon (Hérault). Rapport D.E.A., Fac. des Sciences Saint-Jérôme, Marseille, 31 p.

POPOVIC (B.), 1971. — Effect of sampling date on nitrogen mobilization during incubation experiments. *Plant and Soil*, **34**: 381-392.

RAISON (R. J.), CONNEL (N. J.) & KHANNA (P.K.), 1987. — Methodology for studying fluxes of soil mineral nitrogen *in situ*. *Soil Biol. Biochem.*,**19**, 5: 521-530.

RICE (E. L.) & PANCHOLY (S. K.)., 1972. — Inhibition of nitrification ecosystems. *Amer. J. Bot.*, **59**: 1033-1040.

ROBERTSON (G. P.), 1982. — Factors regulating nitrification in primary and secondary succession. *Ecology*, **63**, 5: 1561-1573.

ROBERTSON (G. P.), 1984. — Nitrification and nitrogen mineralization in lowland rainforest succession in Costa Rica, Central America. *Œcologia*, **61**: 99-104.

ROSKAM (A. Th.) & LANGEN (D. D.), 1964. — A simple method of the determination of ammonia in seawater. *Ann. Chim. Acta.*, **30**: 56-59.

SCHAEFER (R.), 1973. — Microbial activity under seasonal conditions of drought in mediterranean climates. *In*: Castri (F. Di) & MOONEY (H. A.) éd., *Mediterranean type ecosystems*: Origin and structure. New York, Springer Verlag, 191-198.

VAN PRAAG (M.) & WEISSEN (F.), 1977. —Ëvaluation de la quantité d'azote minéralisée par an, dans le sol de la hêtraie nue de Mirwart. *In*: DUVIGNEAUD (P.) & KESTEMONT (P.) éd., *Productivité biologique en Belgique*. Éditions Duculot, Gembloux, 327-333.

VITOUSEK (P. M.), 1981. — Clearcutting and the nitrogen cycle. *In*: CLARK F. E. & ROSSWALL T. (éd.), *Terrestrial nitrogen cycles. Ecol. Bull.*,**33**: 631-642.

VITOUSEK (P.M.), 1983 **a**. — Mechanisms of ions leaching in natural and managed ecosystems. *In*: MOONEY (H. A.) & GODRON (M.) éd., *Ecol. Studies*, **44**: 129-144.

VITOUSEK (P. M.), 1983 *b*. — The effects of deforestation on air, soil, and water *In*: BOLIN B. & COOK R. B. (éd.), *The major biogeochemical cycles and their interactions*, SCOPE, 223-245.

VITOUSEK (P. M.) & MELILLO (J. M.), 1979. — Nitrate losses from disturbed forest: Patterns and mechanisms. *For. Sci.*, **25**, 4: 605-619.